认知地图及其内在机制*

吴文雅[1，2]　王 亮[1，2]**

（1）中国科学院心理健康重点实验室(中国科学院心理研究所)，北京 100101）

2）中国科学院大学心理学系，北京 100049）

摘 要 空间导航对于人和动物的生存而言都十分重要，有效的空间表征或认知地图是空间导航的基础。认知地图的典型属性包括选择性、灵活性以及层级性，海马、场景选择区域以及前额叶等多个脑区都参与认知地图的构建。认知地图的表征形式存在欧式地图和拓扑图两种理论，但各自单独都不能全面解释实际导航中的行为表现，因此有研究者提出了标签图等理论试图调和二者间的矛盾。未来研究还需要关注在认知地图构建过程中层级性的变化，空间范畴的扩展，以及认知地图假说的局限。

关键词 认知地图，欧式地图，拓扑图，层级性，空间表征

分类号 B84-0, B845

1 引言

对于人类和其他生活在复杂环境中的动物（如蝙蝠）而言，空间导航是一项重要的认知功能（Genzel et al., 2018; Goldshtein et al., 2022）。高效的空间导航需要对空间信息进行有效的心理表征（mental representation），这种表征是对外界信息和客观知识的内部主观形式，不同于常见的外部客观形式，如制图师制作的平面地图以及目前被大众广泛使用的智能手机导航软件（如高德地图）。空间知识的内部表征对于人们在熟悉环境下的导航行为至关重要，可以通过调用已存储的空间知识灵活设计出行路线（Harten et al., 2020），进而节约导航时间。有研究表明，长期依赖于导航软件可能会导致空间记忆和导航能力的退化（Dahmani & Bohbot, 2020），因此空间知识的内部表征机制具有重要的理论意义和研究价值。

由于空间知识的内部表征能够为路线规划、捷径选择等高级认知行为提供帮助，在功能上类似于地理学意义上制作的地图，因此也被称为认知地图（cognitive map）。认知地图这一概念最早由 Tolman（1948）提出，Tolman 发现随着练习次数增加大鼠在迷宫任务中的空间导航行为会逐渐优化，能够选择学习阶段未经历过的新异捷径抵达目标，这表明大鼠并非仅仅建立刺激-反应的简单联结序列，而是理解了环境的整体空间结构，主动选择重要线索

收稿日期：2023.4.19

* 国家自然科学基金（32020103009），科技创新 2030（2022ZD0205000），中国科学院心理研究所自主部署项目（E2CX4215CX）

**通信作者：王亮，E-mail: lwang@psych.ac.cn

从而建构出独立于自身而存在的环境全景地图（allocentric comprehensive map）。

尽管 Tolman 提出的认知地图概念非常粗糙，仅仅在功能上阐述了动物超越亲身经历而建立起环境全局认知的必要性，并没有对认知地图的诸多细节做出详细说明和验证，但是仍然催生了后续空间导航研究的大量成果，在理论和实验研究方面都引发了突破性的进展。此外，虽然认知地图概念诞生于心理学领域，但却因其深刻性和普适性而吸引了其他学科的研究兴趣，其内涵也在不断扩展，不再局限于认知心理学和认知神经科学，而是逐渐延伸到计算机科学与工程学、经济管理学、行为地理学等诸多领域（阮晓钢等, 2021; 何诗，阴劼，2022）。

鉴于目前对于认知地图的构建规则、精确程度、表征形式等方面的了解仍然有限，并且不同研究者持有迥异的见解，本研究通过文献回顾对认知神经科学领域的认知地图相关理论和实验研究进行梳理，以期为多学科的认知地图研究者提供启发。本研究首先基于行为现象和功能视角归纳认知地图所表现出的典型属性，进一步阐述参与认知地图构建的相关脑区及其作用机制，随后总结在认知地图存在形式方面既有的理论争议，最后对认知地图这一思想进行反思并展望未来空间表征和认知地图领域的重要问题和研究方向。

2 认知地图的典型属性

认知地图并非对空间知识进行完全保真的复制，而是具有突出的心理属性，具体表现为根据任务需求对不同空间信息进行选择性的加工和存储，这种片面的信息加工进一步导致了扭曲性的存在。其次，为了应对复杂多变的环境，空间表征还具有灵活性，对同一信息容忍表征形式上的冗余性。此外，由于可导航空间通常具有嵌套结构，这类嵌套空间的认知地图会表现出层级性，不过随着在嵌套环境中的导航经验增加，认知地图的层级性也会下降，逐渐变得连贯。

2.1 选择性和扭曲性

认知资源是有限的，所以空间表征在内容上需要具有选择性，从而提高认知的经济性。以往心理学、经济学以及人工智能等多学科的标准观点是人对包括导航在内的任务形成完整而固定的表征，并使用启发式来规划后续行为，然而 Ho 等人（2022）发现针对具体问题人们会灵活地对环境形成特定的简化表征，以此来平衡任务表征的复杂度与实用性。

虽然位置、路径关系、方向等多方面的信息都可以归入空间知识的范畴，但是在具体的实用情境下，认知地图的内容可能只涵盖其中一部分。正如 Borges（1971）在《论科学的精确性》这篇科幻小说中所揭示的，当制作的地图详尽地包含了真实地理环境中的所有信息

时，这幅巨大的地图实际上却是无用的。不加选择地表征所有信息，既浪费认知资源，又无法高效地解决特定问题。比如在一座城市旅行时，交通工具的种类决定了合适的地图种类，骑行需要非机动车道的地图，而自驾游则需要机动车道的地图，显然卫星拍摄的城市详细地图则是无法直接使用的。

选择性的空间表征源于功能需求，而不同的生存环境（如文化环境和地理环境）为导航者提出了不同的表征需求。在地图绘制任务中，被试会按照其所住城市的特有属性去组织手绘地图，并且个人的路线使用也会在地图上突出反映出来，表明空间表征具有较强的社会功能意义（Appleyard, 1970）。一项纳入多国家样本的大规模研究发现，人们更擅长在与成长环境具有相似拓扑特征的环境中完成导航任务，城市的街道网络设计会对居民的空间表征倾向及导航能力产生影响（Coutrot et al., 2022）。以上发现表明，认知地图的焦点会受到日用需求的塑造，处于不同环境下的人所选择性表征的内容也不同。

另一方面，有选择地表征就意味着所表征的信息是有局限的，即相比于真实信息，可能会存在一定的扭曲，这种扭曲可以视为表征为了发挥特定的功能而不得不付出的代价。路径距离估计会受到路径上位置点数量的影响，在控制实际距离的情况下，位置点数量越多被试的距离估计会越大（Thorndyke, 1981）。靠近城市中心的路径长度相比于外周路径会被明显高估，角度估计也表现出趋向于 90°的偏好（Byrne, 1979）。语言学信息也能够解释大尺度地理学地图表征任务中观察到的特定扭曲，表明自然语言经历会参与编码和形成认知地图。（Gatti et al., 2022）。

由此可知，作为对环境简化而有目的的刻画，实用地图必须以牺牲某些细节为代价来突出所关注的细节。不存在完全精确的实用地图，所有地图都必然存在一定程度的扭曲，扭曲的情况视其所发挥的功能而定（Hartley, 2017）。同样，也不存在完全精确的认知地图，空间表征的扭曲也伴随特定功能而存在（Longo, 2021）。

2.2 灵活性和冗余性

灵活地运用已习得的知识对于动物应对复杂的外界环境和不可预知的挑战十分重要。动物的生存环境并非一成不变，比如原来通行的路径被障碍物阻断、原有的食物资源不知去向等，高效导航的重要表现之一是应对环境线索和结构动态变化的能力（Kabadayi et al., 2018），而认知地图的灵活性可能是这种能力的基础。

早在 1948 年研究大鼠在复杂迷宫中的绕路和捷径选择时，Tolman 就发现大鼠的行为表现出很强的灵活性，而不是简单的“刺激-反应”序列。已有研究发现灵活的认知地图和空间导航需要心理重放（mental replay），并且压力会损害灵活性（Epsztein, 2022; Brown et al.,

2020）。

在灵活性的背后是空间表征和认知地图形式的冗余性，为了能够支持灵活的导航行为，相同的空间信息可能需要同时以多种形式加以组织和存储（Yousif, 2022）。相同的信息或内容在不同条件或要求下的最佳呈现方式可能有很大差异，比如电子文件的多种格式属性不同但都有其独特功能（PDF 文件便于查看，而 Word 文档便于修改等）、问题的表述形式也会对解决问题的效率产生极大影响。同理，对于同样的空间信息，最佳的认知地图形式会随具体的功能需求不同而不同，因此大脑需要以多重格式冗余地表征信息以备调用。

2.3 层级性和连贯性

可导航空间往往是嵌套的环境，包含不同的子区域，如校园的不同建筑以及每个建筑内的不同房间，导航系统对不同局部区域的表征可能是彼此分离的，要建立对环境整体的认知地图，就需要整合通过离散学习获得的不同局部区域的信息，以合理的方式加以组织。不同局部区域的信息之所以是分离的，是因为可导航空间包括单视点空间（vista space）和环境空间（environmental space）两类（Meilinger et al., 2016），前者从同一位置可以统览全局空间的属性，如卧室、旷场（图 1a）；后者由于存在障碍物遮挡所以需要导航者在其间穿梭运动并整合在每个单视点空间中学习到的信息，如街区、迷宫（图 1b）。

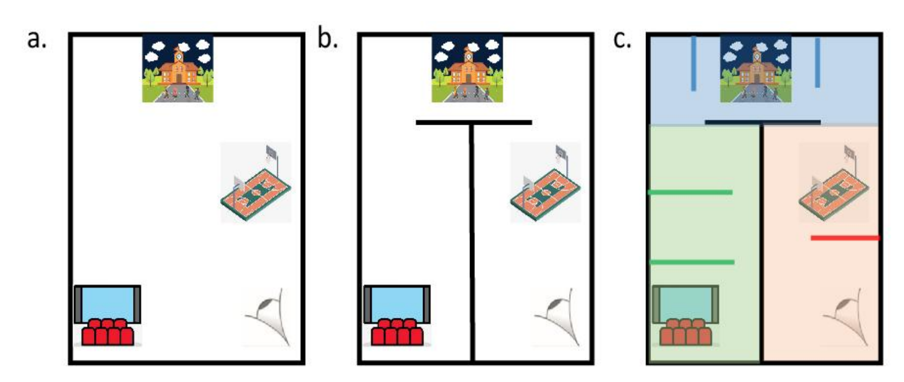


图 1. 单视点空间（a）、环境空间（b）和嵌套的环境空间（c）示意图。在单视点空间中，从一个位置或视点可以总览空间内的所有物体或位置。在环境空间中，由于存在遮挡，需要在障碍物之间不断移动和穿梭，分别观察和学习每个单视点空间中的信息，随后整合形成全局空间认知。在嵌套空间中，每个区域可能包含多个子区域，如图中三种颜色背景代表三个不同区域，每个区域内部又有由彩色线段分隔开的多个子区（类似于不同小区内部进一步分成不同单元）。

在嵌套的环境空间内（图 1c），不同局部区域的信息可能是以层级化（hierarchical）的方式加以组织的。McNamara（1986）发现空间启动、方向判断以及欧氏距离估计任务表现都会受到不同位置是否在相同区域的影响。在分段化的平行走廊中人的空间记忆会按照每个走廊的局部坐标系统进行组织，表明对不同局部区域的表征是分离的（Meilinger, et al., 2016）。此外，人在进行空间关系判断时所表现出的扭曲支持了认知地图具有层级性（Stevens & Coupe, 1978）。不过层级性并非持续存在，不同局部区域可能会随着学习逐渐发生整合，

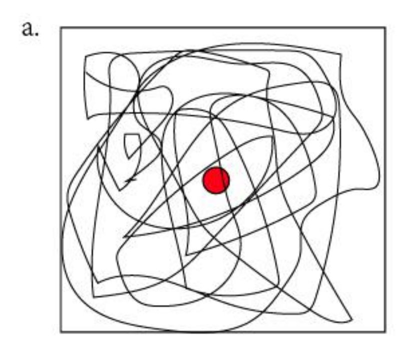
形成统一连贯的整体。早期就有研究显示，不同区域的共同地标可以促进新的局部信息整合到已有的空间知识中（Golledge, et al., 1993）。

3 认知地图的神经机制

认知地图神经机制研究最早关注的是顶叶皮层，顶叶受损的患者会表现出空间导航能力的减弱甚至丧失。之后位置细胞的发现让研究者们聚焦于海马结构（hippocampus），并且进一步发现了头朝向细胞以及内嗅皮层（entorhinal cortex）的网格细胞和边界细胞，表明海马-内嗅系统是认知地图的关键区域。此外，内侧前额叶、眶额叶以及场景选择性区域也在认知地图的形成过程中发挥重要作用。

3.1 海马-内嗅系统

O' Keefe 和 Dostrovsky（1971）首次在啮齿类动物的海马中记录到位置细胞（place cell）的存在，这些细胞在动物处于特定位置时才会发放（图 2a），由此表明海马能够编码空间位置。除了位置元素以外，后续研究陆续发现了海马结构中编码方向、环境边界等其他空间信息的多种类型的细胞，如网格细胞（grid cell）、头朝向细胞（head direction cell）、边界细胞（border cell）等（Hafting et al., 2005; Taube et al., 1990; Lever et al., 2009）。其中内嗅皮层的网格细胞在动物处于平铺环境的等边三角形顶点处发放（图 2b），并且表现出六重的旋转对称性（sixfold symmetry）（Hafting et al., 2005; Doeller et al., 2010），即每个网格细胞发放的位置点在旷场中排列成周期性的正六边形（也可视为 6 个等边三角形的组合），不仅为空间位置提供背景标度，也能够计算从当前位置到导航目标的方向（Bellmund et al., 2016）。



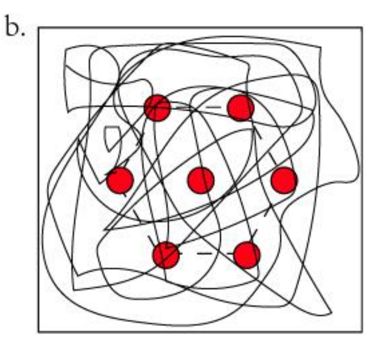


图 2. 海马位置细胞（a）和内嗅皮层网格细胞（b）的放电模式示意图。黑色线代表动物在方形区域内的奔跑轨迹，红色点代表细胞发放（spikes）的峰值位置，叠加在运动轨迹上。位置细胞只有单一的放电位置，而网格细胞的放电位置构成了周期性的六边形（或 6 个正三角形）。

海马-内嗅系统对于欧式度量信息和拓扑连接关系的表征都十分重要。神经影像学研究发现，海马和内嗅皮层能够编码位置间的欧氏距离和路径距离，并且海马长轴还存在功能分区，其中前部与欧式距离相关，后部则与路径距离相关（Morgan et al., 2011; Howard et al.,

2014）。海马活动对欧式距离的敏感源于内嗅皮层（entorhinal cortex, ERC）的信息输入，内嗅皮层网格细胞的多峰发放域为空间表征提供了规则的网格背景（Hafting et al., 2005），不过内嗅皮层的信息输入对海马空间表征的重新组织（或称重映射，remapping）并不是必要的（Schlesiger et al., 2018）。海马结构也表征环境的拓扑信息，在受约束的、由不同通道相连构成的迷宫中，啮齿类动物的海马位置域由相对于迷宫拓扑结构的位置决定，而非欧式空间中的绝对位置（Dabaghian et al., 2014），此外在休息期间位置细胞的序列化重激活也反映了迷宫的拓扑结构（Wu & Foster, 2014）。在虚拟街道中导航时人类海马后部信号与未来可能经历的路径连接边数量相关，而海马前部信号则与环境整体的拓扑学性质相关（Javadi et al., 2017）。

对环境尺度的差异化表征主要依赖位置细胞发放域在海马长轴上的分离（Evensmoen et al., 2013; Brunec et al., 2018）以及网格细胞发放域在内嗅皮层腹背轴上的分离（Stensola et al., 2012），其中海马前部表征大尺度全局环境的粗糙信息，而海马后部则支持局部环境的精细粒度表征；对于内嗅皮层，越靠近腹侧的细胞具有更大的网格域，因而表征更大尺度环境中的粗糙信息，反之越靠近背侧的细胞则更精细地表征小尺度环境中的空间信息。

环境几何学特征（如边界形状）会对网格细胞的位置域产生影响，将方形环境更改成梯形会高度扭曲啮齿类动物网格细胞原有的规则发放模式（Chen et al., 2015），网格模式的下降可能与认知地图发生扭曲有关。对人类被试的虚拟现实研究也表明，相比方形环境，在梯形环境中人的位置记忆准确率会下降，这种影响在梯形的狭窄部分尤为明显（Bellmund et al., 2020）。因此，内嗅皮层网格细胞所提供的几何标度变形可能是认知地图扭曲性的主要原因。

海马结构参与实现认知地图的灵活性。Widloski 和 Foster（2022）在迷宫任务中记录大鼠的海马细胞活动，通过改变障碍物的分布不断变化迷宫的结构和食物位置，发现大鼠可以灵活调整觅食路线，并且在休息期间海马细胞的“重放/重激活”（replay / reactivation）能够预测未来路线和障碍物规避情况；在此过程中大部分位置细胞的位置域保持稳定，只有少部分会随着障碍物分布变化而变化，而这部分“不稳定”细胞可能与大鼠灵活应对空间布局变化的行为表现紧密相关。

海马-内嗅系统在认知地图的层级性组织中也发挥重要作用。环境中不同的局部区域在新学习时是分离表征的，人类导航的行为研究和啮齿类动物导航的电生理研究均支持这一点，例如人类的空间记忆会受到环境中障碍物的影响，依据障碍物分割环境的形状来形成局部的参考系（Meilinger et al., 2016）；啮齿类动物的内嗅网格细胞和海马位置细胞会对局部区域分别创建独立的局部地图，具体表现为网格域和位置域局限在局部环境内（Alme et al., 2014）。

不过，长时间在多隔间的空间内导航也会引起隔间边界影响的减弱甚至消失，具体表现为网格细胞的发放域扩展到全局空间（Carpenter et al., 2015）。尽管最初学习时啮齿类动物和人都倾向于将局部表征分离，然而在具有多个局部区域的环境中经历长时间、丰富的穿梭体验之后，啮齿类动物的网格细胞发放域会快速移动，从之前离散的局部网格域转变为连续的全局网格域，通过这种方式来逐步整合局部区域表征，最终形成全局一致的认知地图（Wernle et al., 2018），在人类中则没有发现这种现象，人类在多区域环境下的丰富导航经验并不一定会导致局部表征的整合（Zhao, 2018），但也有可能是研究人类对象的实验范式不同导致的。

3.2 场景选择区域

视觉场景是小尺度局部环境表征的主要部分，正确识别场景或位置对人们的日常生活具有重要意义，其表征需要皮层网络的参与。视觉场景的加工系统并不是表征可导航空间的海马-内嗅系统，而是场景选择区域（scene-selective regions）。此区域在观看场景时发生强烈反应，包括旁海马位置区（parahippocampal place area, PPA）、枕叶位置区（occipital place area, OPA）和压后皮层复合体（retrosplenial complex, RSC）这三个功能子区域（Dilks et al., 2022）。

在功能上，主流观点认为这三个子区域都直接参与空间导航。OPA 表征局部空间布局、环境约束边界和边界距离（Henriksson et al., 2019; Julian et al., 2016; Park & Park, 2020）；PPA 则参与加工场景的视觉和几何特征等（Marchette et al., 2015）。而 RSC 负责整合来自上面两个区域的局部表征，形成统一的全局表征（Epstein et al., 2007），功能核磁研究发现路径位置点的依序出现会引发 RSC 更强烈的活动（Schinazi & Epstein, 2010），表明 RSC 的活动与路径拓扑结构有关。

总体而言，场景选择区域参与“缝合”多个离散的单视点空间，为导航者的空间表征编织一个 360°全景视图，包括当前视野内外的空间信息，此外当前场景的信息还会启动全景环境内相关联的表征（Robertson et al., 2016）。通过这种方式，场景选取区域的空间表征实现了短暂的空间知觉与相对持久的空间记忆之间的动态交互，促进全局认知地图的形成。也有研究者将上述“缝合”过程称为“映射”，即压后皮层根据单视点空间的初级感觉信息提取出认知地图，再根据识别出的环境地标对认知地图的布局进行调整和实时更新，从而完成认知地图与现实环境的映射，进而保持认知地图与现实空间布局的一致性（梁群君等, 2022）。

3.3 前额叶

以往研究一般认为，认知地图和空间导航的核心脑网络由海马-内嗅系统和场景选择区域共同构成，但是却忽略了前额叶（prefrontal cortex, PFC）在适应环境变化、追踪和提前规

划以规避风险等方面的关键作用，可能有如下三个原因导致大部分研究者并不重视前额叶对空间表征的重要性。首先，前额叶损伤一般会严重损伤执行功能（Shallice & Burgess, 1991），这自然会导致大多数任务都表现更差，而不特异于空间任务；其次，早期研究中损毁大鼠的内侧前额叶似乎并不影响在水迷宫等导航任务中的表现（Lacroix et al., 2002; Sloan et al., 2006）；最后，前额叶存在位置细胞和网格细胞相似编码的实验证据总体上更少并且出现也相对较晚（Park et al., 2021; Jacobs et al., 2013）。

已有研究发现前额叶的不同子区域表现出功能上的差异。背外侧前额叶（dorsolateral PFC, dlPFC）和腹外侧前额叶（ventrolateral PFC, vlPFC）在由障碍物导致的绕路过程中出现活动，因此可能参与路线的重新规划（Javadi et al., 2019）。内侧前额叶（mPFC）与自我中心的空间表征有关，在导航者记住自我中心的目标位置时能够编码基于物体间相对关系的认知地图（Zhang & Naya, 2020），也能产生有效行为序列的重激活（Kaefer et al., 2020），参与对环境空间拓扑学上有组织的表征（Sauer et al., 2022），背内侧前额叶还会参与分离任务相关和任务无关的空间背景（Mahmoodi et al., 2023）。眶额叶（orbitofrontal cortex, OFC）表征任务的状态空间（Schuck et al., 2016）（如价值空间、特征空间），把对环境的空间表征与行为的价值整合起来，形成可能的决策地图，也参与相同空间背景内表征内容的压缩（Muhle-Karbe et al., 2023）。此外，背侧前扣带回（dorsal anterior cingulate cortex, dACC）参与路径网络的层级编码（Anggraini et al., 2018），并且能抑制错误的择路倾向（Javadi et al., 2019）。

鉴于前额叶空间表征内容的多样性，Patai 和 Spiers（2021）总结指出，前额叶的不同区域可能分别在导航不同阶段发挥作用：在导航的开始，内侧前额叶回忆出导航目标的位置，交由背内侧前额叶进行路线规划，随后若需绕路则由背侧前扣带回进行可选路线的搜索，接着外侧前额叶会进行路线的重新规划并避免错误的捷径，在此过程中 OFC 会选择特定路径并推理其潜在结果，内侧前额叶则表征路径距离的远近，当超出目标范围时背侧前扣带回会协助导航者原路返回。

综上可知，作为高级脑区，前额叶的主要角色是认知地图的运用者和操作者，接收来自海马的空间信息（Nardin et al., 2021），随后灵活运用于规划、推导和预测，进而实现高效的空间导航。

3.4 海马-皮层共同作用

海马结构、场景选择区域以及前额叶在认知地图的构建中各自发挥独特的功能，但是认知地图的某些高级属性需要多个脑区的共同作用，而无法仅由单个脑区就能实现。多个脑区

之间的共同作用可能是协同交互，也可能是平行竞争。

认知地图的选择性可能需要海马结构与眶额叶的协同交互。在近期一项结合 fMRI 和计算建模的研究中，由于刺激被嵌套在多重关系结构中，被试在学习阶段同时会形成环境刺激的空间位置关系和预测性关系（即刺激间的转移关系）两种认知地图，然而在随后的选择任务中仅有空间位置关系会决定奖赏额度，建模结果表明被试的选择会越来越受到空间位置关系的影响，行为建模得出的空间权重逐渐增大，而预测性权重则逐渐减小，由此表明任务需求会驱动空间位置认知地图的选择性强化和预测性认知地图的选择性弱化。而 fMRI 结果则表明空间权重变化的敏感脑区主要在海马，而眶额叶则根据奖赏价值驱动海马更新对当前任务关键的认知地图（Garvert et al., 2023）。

然而，近期另一项大鼠单细胞记录研究则提出了相反的观点，认为海马结构和眶额叶虽然都参与认知地图的形成，但二者之间并不是上述的简单前馈关系（即眶额叶根据任务需求驱动海马更新认知地图），而是平行运作的，甚至还存在竞争关系，二者分别提取不同的特征从而形成不同的认知地图，其中眶额叶倾向于形成反映当前任务相关性和动机性目标的表征，而海马的信息输出则会阻碍眶额叶中的“图式细胞（schema cells）”参与构建新表征（Zong et al., 2023）。即海马更倾向于“守旧”，提取既有的任务图式，抑制新图式的形成；而眶额叶则倾向于动态反映任务相关的目标，形成或灵活选择新的认知地图。因此，未来研究需要进一步探索眶额叶和海马在实现认知地图的选择性上分别发挥什么作用、二者之间的关系以及是否还有其他脑区参与。

海马和皮层的信息交互对认知地图构建过程中的分段环境表征也十分重要。有证据表明，在有多个隔间的环境中导航时，跨越边界会引起海马活动出现峰值，而在此之前会先出现皮层活动模式的变化（Baldassano, 2017）。在虚拟现实的三维多室建筑内，相比于不同房间，当被试在同一房间内进行空间判断时反应更快，表现出同一水平空间表征的行为启动效应，而 fMRI 结果表明，三维空间信息的分层编码受到海马和皮层的协同作用，其中左侧海马前部表征房间内的局部信息，而压后皮层、旁海马皮层和海马后部则表征更广泛建筑内的房间信息（Kim & Maguire, 2018）。此外，位于纹状体的尾状核也会和海马一同与前额叶发生交互，参与编码环境的转移结构，共同支持灵活导航（Brown et al., 2012; Gahnstrom & Spiers, 2020）。

由于多个脑区共同参与认知地图的构建，所以从神经结构网络的角度整合这些脑区的功能有助于更深刻地揭示认知地图的本质。认知地图的构建需要海马和皮层共同参与形成的三条功能神经环路（王琳, 王亮, 2017），其中第一条功能环路负责将外部信息（包括空间信

息和非空间信息）从皮层投射到海马进而形成内在表征；第二条功能环路负责将海马-内嗅系统的内在表征经由压后皮质投射到后顶叶，指导前额叶和辅助运动区，进而转化为行为上的动作输出；第三条功能环路负责目标奖赏，由海马和腹侧纹状体联合表征。

4 认知地图的存在形式

对于认知地图以什么形式存在，目前的理论争议主要包括欧式地图（Euclidean map）和拓扑图（topological graph）两种假设，二者分别位于表征精确度的两个极端，欧式地图要求完全精确地表征空间位置坐标，而拓扑图则不包含任何度量信息，在解释真实导航行为上二者都存在一定缺陷。因此，有研究者试图调和这两种理论，将欧式度量信息和拓扑结构都融合在认知地图中。

4.1 欧式地图假设

在 Tolman 认知地图思想的基础上，O' Keefe 和 Nadel（1978）进一步提出认知地图采取绝对、统一的欧式度量结构，这种全局一致的欧式认知地图有助于实现灵活的空间行为。支持这种提议的主要生理学依据是在海马中发现的位置细胞和在内嗅皮层中发现的网格细胞，如前所述，位置细胞只在动物处于环境中的特定位置才会发放（O' Keefe & Dostrovsky, 1971），而网格细胞周期性地在动物处于平铺环境的等边三角形顶点处发放（Hafting et al., 2005; Doeller et al., 2010），这两种细胞共同实现对空间环境的背景度量和地标锚定。

欧式认知地图基于环境中心的参考框架（allocentric reference frame），不受导航者具身经验的影响（图 3a,b），类似于制图学意义上的地图，保留了物理空间中已知位置间包括距离、角度在内的所有几何特征和信息（图 3c），便于新异路径和捷径的选择，从而让导航过程变得高度灵活（Gallistel, 1990），而不必拘泥于实际经历过的有限几条路径。Widdowson 和 Wang（2022）发现无论空间曲率如何（欧式空间、双曲空间或球面空间），被试进行指向任务时总会与欧式方向匹配，据此表明路径整合和空间更新系统是基于欧式几何学运作的。

不过以往也有研究发现人类的空间任务表现并不符合欧式几何的基本假定（Beals et al., 1968; Tversky, 1981），这对欧式认知地图假设提出了挑战。欧式度量空间的必要条件是该空间内的距离度量要满足如下假定：①非负性：点 A 与其自身的距离为 0，两个不同的点 A、B 之间的距离大于 0；②对称性：AB=BA；③可加性：若 C 为线段 AB 上的点，则 AB = AC + BC；④三角不等性：对于任意三点 A、B、C，AC+BC≥AC（图 3d）。此外，若 A、B、C 三点构成直角三角形，还应满足勾股定理。实验证据显示，方向和位置节点的数量都会影响显式的（explicit）距离估计，判断一个地标与非地标之间的距离要比相反的情况更小

（Burroughs & Sadalla, 1979; Moar & Carleton, 1982），因此不符合对称性；而路径上位置点数量越多，距离估计会更大（Thorndyke, 1981），因此不符合可加性；此外距离估计也并不符合三角不等性（Byrne, 1979）。甚至在虚拟“虫洞”中导航却没有意识到空间扭曲和几何不一致性的存在，表现出被试对于欧式结构的不敏感性（Warren et al., 2017）。

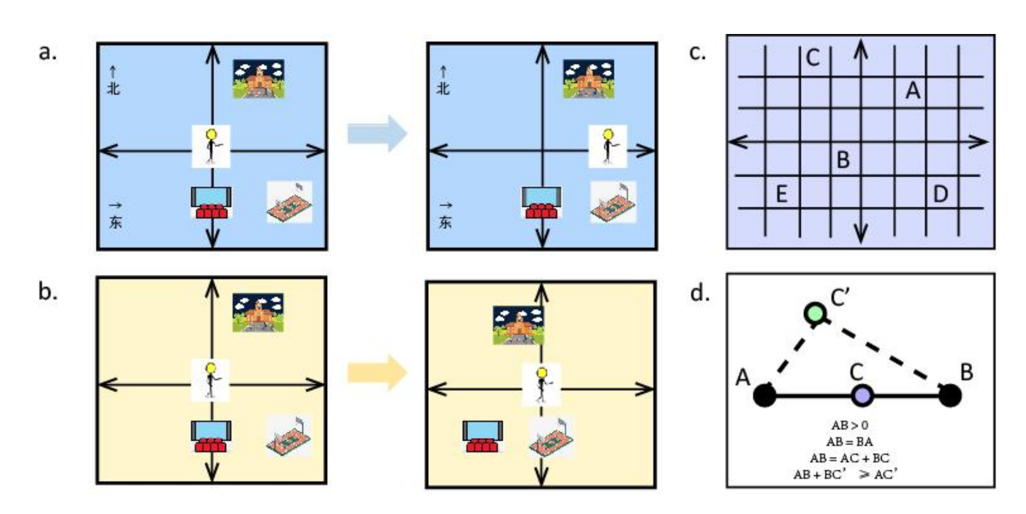


图 3. a. 环境中心的参考框架（allocentric reference frame），导航者对环境的表征不受导航者自身移动的影响；b. 自我中心的参考框架（egocentric reference frame），导航者始终以自身为参考中心，对环境的表征会随着自身移动而变化；c. 欧式认知地图的示意图，包含具体的位置坐标、方向角度等全面的度量信息；d. 欧式几何的基本假定。

虽然被试在空间实验任务中往往会表现出距离估计上的较大误差，但是这不足以否定欧式地图假设，认知地图仍然可能是存在一定噪音的欧式地图。不过这就进一步导致欧式地图假设可能无法证伪（Warren , 2019），因为既然度量性地图无法做到完全精确，适度的误差是合理的，那么就需要考虑究竟多大范围内的误差是欧式地图假设所能容忍的，而这是一个难以严格定义的问题。

4. 2 拓扑图结构假设

对欧式地图假设的早期反对来自于 Eichenbaum（1997），他认为海马位置细胞并不足以作为欧式地图的支持证据，因为海马并非专一于空间记忆或空间知识表征，人类和动物海马损伤会造成广泛的记忆缺陷，所以海马细胞参与的应该是广泛记忆空间的表征。Eichenbaum 等人（1999）进一步提出记忆空间理论，该理论认为认知地图本质上是在记忆空间中对既往经历的记录，首先由不同事件或位置节点的序列构成情节记忆，其后不同情节记忆经由重复或公共元素（也称节点）的关联共同建立起记忆空间（图 4a），对物理空间的表征仅仅是记忆空间表征的一个特例（Eichenbaum et al., 1999）。

在记忆空间理论的启发下，后续研究者提出了拓扑图假设作为备选的认知地图存在形式。不同于欧式地图的精确度量，拓扑图假设认为认知地图仅仅编码粗糙的拓扑图结构。环境的拓扑图结构是由节点和节点间的连接边共同构成的网络，一般而言节点表示位置，而边代表

位置间的路径关系（图 4b）。这种“位置图”（place graph）捕获了位置间的连接性，但不需要将位置嵌入到全局一致的坐标系统中（coordinate free）。除了位置外，节点也可以表示特定视角（view）或局部区域（vista）；相应地，边则是在不同视角或区域间进行转换所需要的动作（Jacobs & Schenk, 2003; Mallot & Basten, 2009）。

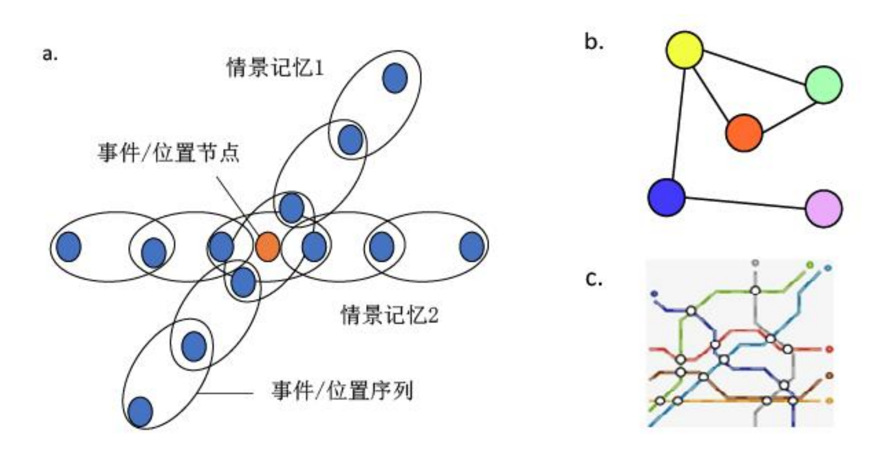


图 4. a. 记忆空间理论示意图，每个有色圆点代表特定的事件或位置，连续发生的事件或连续经历的位置序列构成一条情景记忆，不同情景记忆之间可能存在公共元素（红色圆点），借此建立记忆空间（图改编自 Eichenbaum et al., 1999）。b. 拓扑图的示意图，节点代表位置，节点间的连接边代表位置间的转移关系。c. 地铁线路图——拓扑图在现实生活中的案例，不同颜色线条代表不同线路，线路上空心圆代表站点。

拓扑图的信息含量介于欧式地图和路线序列记忆之间。一方面，图结构知识比路线知识更为丰富。路线是串联位置点和动作的简单链条，可能只是路径网络的一部分，只支持沿着熟悉路径的导航，缺乏灵活性。而拓扑图则能包含两个位置之间的多条路径，可以通过路径片段的重新组合实现新异路径或绕路。另一方面，相比欧式地图，拓扑图对记忆资源的占用更少，节点和边以压缩的结构存在，不包含任何距离度量和角度信息，不需要对位置坐标进行详细计算操作，但与此同时也就无法解释人类在一定程度上能够选择捷径的行为表现。所以纯粹的拓扑图表征对人的空间导航而言是不足够的。

拓扑图表征在人们的社会生活中比较常见，譬如地铁线路图（图 4c），同一条线路上不同站台对应的位置名被等间距放置，只突出强调站台之间的连通性，而并没有关注或展示站台间的距离，并且相比于城市外缘区域，市中心的面积会被放大，站台之间距离被高估（Longo, 2021），侧面反映出市中心区域客流量更大，对站点信息详细度的需求更高。动物的路线网络也有类图属性，如卷尾猴在树枝交叉点通常会选择不同的树枝以便觅食，表明猴子能够分割路径片段并组合成有实用价值的新路径（Presotto et al., 2018）。神经层面上也发现部分海马位置细胞的位置域会受到环境拓扑结构变化的影响（Dabaghian et al., 2014; Widloski & Foster, 2022）。

4.3 折中或融合假设

如果以度量信息的精确程度作为特征轴来定位有关认知地图存在形式的不同理论，那么欧式地图假设和纯粹的拓扑图假设应该分别位于精确和粗略两个极端（图 5a）。而另一方面，空间表征既对环境的拓扑结构敏感，同时也编码部分的欧式信息，尽管可能存在一定程度的误差。因此，有研究者试图调和两种假设形成折中方案，即将拓扑图结构和欧式信息适度融合，进而形成混合型的认知地图（hybrid cognitive map）。

Meilinger（2008）最早提出参考框架网络理论（network of reference frames），在这个模型中，每个局部区域都有一个小范围的度量性参考框架，这些局部的参考框架作为图结构中的节点由边连接起来，这些连接边代表在不同参考框架间转移时的视角转换（图 5b 上）。不过值得注意的是，所有的局部参考框架无需被整合到统一的全局参考框架中，新异路径和捷径的选择需要从当前位置逐步转换视角和参考框架直至到达目标位置。因此这个理论认为，认知地图在小尺度的局部环境下是精确的欧式地图，而在大尺度的全局环境下则是粗略的拓扑图。

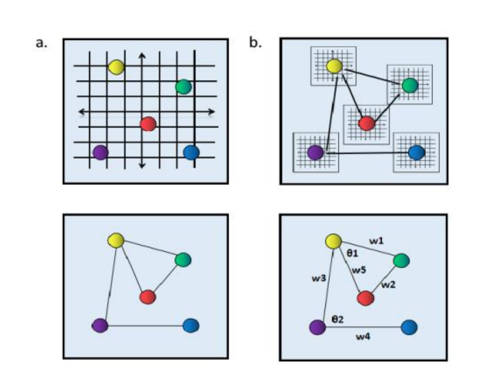


图 5. a. 欧式地图（上）和拓扑图（下）的示意图；b. 参考框架网络理论（上）在每个局部区域都存在精确的欧式参考框架，有标签图假设（下）在节点间辅以夹角信息和连接边权重。

参考框架网络理论放松了欧式地图的全局一致性这一严格约束，因此在减轻记忆负载的同时也容许空间表征存在一定的误差和扭曲，从而更加符合以往实际导航任务中人们的行为表现。但是在每一个局部区域都要精确地在度量性参考框架下表征信息仍旧很繁琐，并且局部区域间的路径关系（如长度、方位夹角）似乎也十分不明确。Warren（2019）提出的有标签图假设在上述理论基础上进行了适度的简化和补充。

有标签图假设（labeled graph）没有过多关注局部区域内的精确表征，而是在不同的局部区域节点之间辅以度量性信息，以边的权重表示路径的大致长度，以节点处的标签指示交叉点处毗邻路径间的大致夹角（图 5b 下）。与参考框架网络理论的共同点在于，有标签图假设也无需在一个全局统一的参考框架内表征所有空间信息。

欧式地图和拓扑图对于空间表征都是必要的，但具体建立和使用会依赖于环境特征和任务需求（Peer et al., 2021）。通过将度量信息限制在有限的局部，一方面避免认知超载，另一方面也能较好地为空间表征的不精确性或误差提供解释。这些融合假设对欧式地图和拓扑图二者的理论争议进行了折中，确实能够更完善地解释已有的实验证据，但是本质上并没有创新。

4.4 统一或整合假设

物理空间、抽象关系空间内的很多环境其潜在结构本质上是一样的，只是具体的感觉刺激不同而已，例如不同物理环境都符合欧式规则但环境内部的具体位置组织却不同、不同家庭的家谱都有相同的分支结构但具体的家庭成员却不同。如果能在内在结构相似但具体刺激不同的环境间泛化，可以提高新环境下空间表征的效率。基于这个思路，Whittington 等人（2020）提出 TEM（Tolman - Eichenbaum Machine）模型作为统一框架来整合欧式地图和拓扑图这两种形式，该模型的命名正是为了纪念分别与这两种表征形式有渊源的学者 Tolman 和 Eichenbaum。

TEM 的基本假设是环境或任务内在的抽象结构泛化能为空间表征和推理提供了极大便利，海马结构的空间记忆和关系记忆都遵循结构泛化这个共同原则，具体包括结构抽象和特定的感觉信息绑定两个过程。结构泛化的关键在于因子化和重新组合，即把不同方面的知识（如潜在结构和特定感觉刺激）分开表征形成独立因子，以便后续面对新情境可以灵活重组。结构抽象的过程发生在内侧内嗅皮层，抽象出的结构可以在不同的感觉刺激间泛化，从而实现重映射（remapping）；特定的感觉刺激绑定则发生在海马。

经过基于上述原则的学习和训练后，TEM 模拟的内嗅皮层确实表现出多种细胞的特性，如网格细胞、边界细胞、物体向量细胞等；而 TEM 模拟的海马细胞也表现出位置细胞的性质。这些 TEM 模拟细胞的活动模式能够很好地吻合物理空间和抽象空间的实验结果，表明结构泛化的基本原则是有效的，有可能是欧式地图和拓扑图共同的底层机制，由此表明二者在心理表征上可能是一体两面的。

此外，后继表征（successor representation, SR）理论也认为欧式地图和拓扑图表征只是相同潜在神经编码的不同表现。SR 指出海马可能并不只是编码当前的位置和状态，而是侧重编码对未来导航更有价值的后继状态（Stachenfeld et al, 2017; De Cothi et al., 2022），通过编码后续可能达到的位置及似然度分布，构建起对所处环境的认知地图。在拓扑图结构中，每个状态为一个节点，状态间的转移概率为节点间的联结权重；在欧式地图中，每个状态为一个关键的欧式位置，状态间转移则对应于不同位置间的路径。

4.5 层级性理论

在上述欧式地图和拓扑图理论中，认知地图所包含的不同位置都处于无差别的表征水平，并没有高低隶属关系的区分，然而正如上文“2.3 层级性”这部分提到的，环境空间往往会存在嵌套结构，因此在认知地图上不同区域的表征间可能具有层级性结构（hierarchical organization），即环境的不同尺度范围或不同地理单元的信息是按层级加以表征的（赵民涛，2006）。

具体而言，早期研究者提出的层级理论（hierarchical theories）认为，一个环境的不同区域存储在树状结构的不同分支，即空间知识并不是在同一水平上进行表征的，而是越细节化的空间知识会被存储或表征在越低的等级，反之越抽象概括的空间知识则对应到更高的等级。不同区域间的分界线可能是客观存在的，也可能只是主观存在的（Hirtle & Jonides, 1985），相比于区域内的空间表征，跨越区域分界线的物体空间关系或距离表征精确度更低（Wang & Brockmole, 2003）。

层级理论适用的环境一般具有相对较大的空间尺度或相对复杂的内部结构，环境结构的复杂度可能由物理因素（如墙壁阻隔）或人文原因（如行政区划）导致，而简单的小尺度空间一般并不具备明显的多区域分支结构（如单视点空间），因此在这些空间类型中表征一般都并没有突出的层级性。根据空间关系在记忆中编码的类型可以将层级理论分成强层级理论和部分层级理论这两个子理论（McNamara, 1986）。

强层级理论（strongly hierarchical theories）认为处于同一层级不同分支上的位置之间不存在空间关系编码，它们的空间关系必须从更高级的空间知识中推导得到（图 6）。比如同一个省内的两个城市间的空间关系并不会被直接编码，而是通过比较二者在该省内的各自位置来间接得到。强层级理论在空间知识的存储上更节约记忆资源，但是很明显丧失了灵活性。

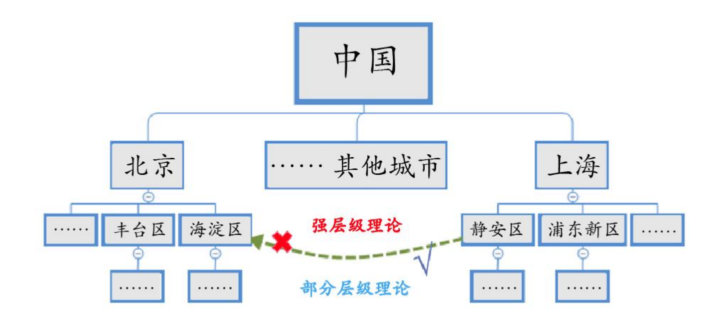


图 6. 空间表征层级理论的示意图。强层级理论认为同一层级不同分支区域内的位置之间不存在空间关系编码，而部分层级理论则相反。

不同于强层级理论，部分层级理论（partially hierarchical theories）认为一个环境中不同区域内的位置间是可以编码空间关系的（Stevens & Coupe, 1978）（图 6），在空间知识的

存储上相对更麻烦（要编码的空间关系更多），但是这种冗余性存在的优势是进行空间判断的速度和准确性都更高，毕竟直接使用要比推导后才能使用更高效。McNamara（1986）发现空间任务表现都会受到不同位置所在区域的影响，支持部分层级理论。但是近年来，层级理论受到的关注较少，欧式地图和拓扑图相关研究也没有将认知地图的层级性同时纳入考量。

5 研究展望

5.1 认知地图的层级性变化

认知地图的层级性会在空间环境具有嵌套结构时表现出来，而欧式地图和拓扑图这两种形式都没有考虑层级性的问题。本研究推测，层级性与空间尺度密切相关，认知地图的层级性会在表征大尺度空间时出现，而欧式表征和拓扑表征则存在于其中尺度相对较小的某一层级内，但是由于认知地图的构建是动态的过程，大尺度空间并非是一成不变的，随着认知地图的逐步扩张，最初的大尺度空间下不同区域的边界可能会逐渐重叠，因此空间表征也相应地发生融合，从而最初的大尺度空间表征所具有的层级性可能会在这个过程逐步减小甚至最终消失，形成全局的均一认知地图，同时包含欧式表征和拓扑表征两类信息，并且建立起新的路径关系以连接原来隶属于不同上位等级的子区域（如下图 7）。

不同尺度环境下的层级表征是沿着由海马到前额叶的从后往前顺序进行组织的，前额叶细胞有更大的预测视野，而海马细胞的预测视野则相对较小（Brunec & Momennejad, 2022），因此前额叶可能处于层级表征的上位，编码高水平的规划，近期的一项地铁线路图导航研究也证实了这一点（Liang et al., 2022）。场景选择区域对场景（如局部位置点）敏感，将局部区域“编织”形成全局认知地图，可能填补了在表征内容上前额叶与海马-内嗅系统之间的空白。

不过认知地图的扩张潜力是有限的，因为人的空间认知资源是受限的，所能构建的认知地图必然会存在尺度范围的上限，不同个体的上限可能会存在差异。未来研究应当关注认知地图构建的动态过程中是否存在层级性下降的现象，并且进一步探究人类认知地图的尺度限制，此外欧式地图和拓扑图在认知地图发生的过程中如何实现整合、两种表征的能力是否存在关联也是值得研究的问题。

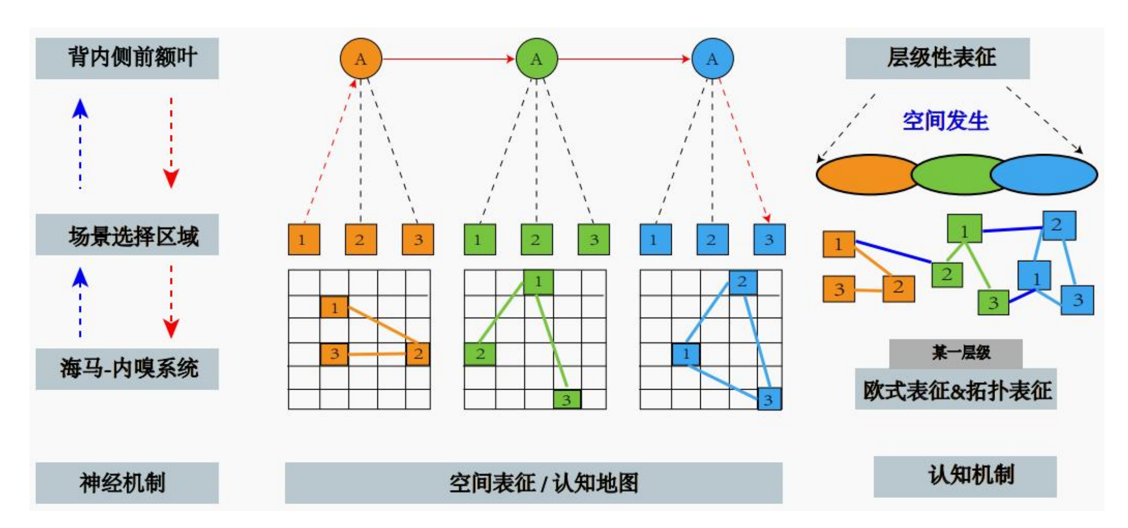


图 7. 认知地图的层级性变化假设。图中 A,B 和 C 代表位于上位等级的区域，而各自之下树状分支的三个位置是它们的子区域，同一上位等级区域内的不同子区域间（图中不同颜色的 1,2,3）存在拓扑关系，并且欧式位置信息也会被同时表征。随着认知地图的形成，空间表征逐渐从局部扩展到全局，相应负责的脑区也会变化（左侧蓝色虚线代表认知地图的形成，红色虚线则表示调用认知地图进行导航规划的过程）。空间表征的层级性并非一成不变的，可能会随着认知地图的逐步扩大，而将不同区域的边界进行融合，最终有可能所有位置表征之间的层级性会逐渐消失，即形成图中 A,B 和 C 三个区域内 9 个位置的欧式表征和拓扑表征整合后的认知地图。

5.2 空间维度和范围的扩展

传统的空间表征研究所关注的主要是常规的二维物理空间，由此导致多数研究者对空间表征的认识也是扁平化的（例如将二维地图与之类比）。随着导航认知领域的不断发展，更多的创新范式涌现，实验中的可导航空间也包含了更多新颖的形式。

一方面，物理空间出现维度的拓展、曲率的操纵以及扭曲规则的设计。欧式空间的维度上，从二维拓展到三维，例如 Kim 和 Doeller（2022）让被试采取紧贴地面移动或飞行等不同方式在由平面和弧面构成的三维空间中探索学习，随后进行距离估计测试，发现在能鸟瞰全局时（即直接暴露于环境的三维结构中）欧氏距离估计表现更好，表明空间表征并非局限于二维平面，而是会适应于行为经验和任务需求。此外，在非欧空间如双曲空间或球面空间内，被试完成指向任务时仍与欧式规则相匹配，表明空间表征可能会将日常生活经验沿用到不同曲率的虚拟空间中（Widdowson & Wang, 2022）。然而，当欧式空间发生扭曲（如存在“虫洞”，可以在两个位置点间瞬时穿越）时，被试却可能在没有察觉到这种扭曲的情况下产生行为偏差（Warren et al., 2017）。这些研究主要关注行为表现，没有考察海马、内嗅等相关脑区在表征这些不常见的物理空间时发生了何种变化、与常规空间表征是否存在共同机制等，未来有必要将这些创新的空间范式与神经测量手段结合起来。

另一方面，空间知识开始在广义上指向抽象的认知空间，包括社会关系空间、概念空间、价值空间和语义空间等，而不再仅局限于物理空间（Schafer & Schiller , 2018）。空间隐喻在日常生活中十分常见，比如社会等级和人际关系的很多描述其实与空间表达密切相关，如

“高”攀、“上”坐、疏“远”、亲“近”等。社会关系的感知反过来也会影响物理空间知识的表征，更密切的关系会缩短主观表征的距离（Kerkman et al., 2004）。社会信息的编码类似于空间信息，将每个社会个体表示为坐标，根据特征或属性确立社会空间的评估维度（如权力、受欢迎度）（Park, Miller, et al., 2020），进而可以进行社会推导和决策。人类可以在抽象的特征空间中编码潜在的社会关系模式，以灵活的方式构建社交网络（Son et al., 2021）。包括海马、楔前叶、背外侧前额叶和脑岛等多个脑区在内的脑网络共同参与社会空间中的导航（Zhang et al., 2022）。不过社会空间中的很多元素并不能很清楚地与物理空间进行一一对应，比如一个社交场合的边界无法明确定义、人际关系空间中距离的度量维度没有上限，未来研究还需要进一步厘清这些模糊点。

5.3 认知地图假说的局限性

认知地图是对空间表征的直观比喻，具有很高的表面效度，把复杂抽象的空间表征描述为简单形象的地图，十分易于接受和理解，但也可能存在 “表征论者谬误”（representationalist fallacy），即并不存在这样一幅独立于导航者本身而存在的地图可供参考，这种错觉可能源于日常生活中实用地图的普及和研究者的盲目类比（Warren, 2019）。空间导航相关的神经系统活动没有必要拷贝物理环境，而是要帮助人和其他动物能够更好地保持自身与其所处环境之间的有效关联，从而更有利于生存（Sung et al., 2021）。

Tversky（2005）曾提出容忍系统误差存在的认知拼贴画（cognitive collages）和简单环境下的空间心理模型（spatial mental models）来取代认知地图的比喻。近期 Farzanfar 等人（2023）进一步提出了空间图式（spatial schema）的概念，他们假设有相似环境结构的导航经历会形成空间图式（如布局类似的城市）。具体而言，环境空间信息的主旨和细节是分开表征的，分别对应着空间概要和认知地图，其中空间概要（spatial gist）是指特定环境的核心特征，表征脑区是海马前部；细节信息则在海马后部表征，二者都是针对特定环境而言的。而空间图式则是更上位的空间表征，从多个空间概要中提炼得到，通过提取同类环境中可泛化的相似特征（如地理、视觉空间特征），进而参与优化导航决策，主要表征脑区是内侧前额叶。

认知地图的理论假设和早期证据都源于啮齿类动物行为学和电生理的研究成果，但是人脑表征信息的方式不同于啮齿类，这种差异贯穿了空间表征的各个方面，包括对环境结构和子区域、路线、方向以及距离的表征（Zhao, 2018），因此未来研究应当更多地关注人类自身的导航行为，不宜直接进行跨物种的理论迁移。

此外认知地图概念不清晰导致涵盖的范围也不明确，甚至是过于宽泛。由于认知地图是

源于类比的概念，有很多模糊的地方，如地图的尺度、细节和精确程度以及表征形式等，所以可能出现两项研究的内容存在很大差异却都以认知地图来冠名的现象，从简单的条件化任务（Costa et al., 2023）到复杂的空间导航（Epstein et al., 2017），不同任务中所涉及的变量和要求可能存在很大区别，却都无差别地归入认知地图的范畴。未来研究需要审视认知地图这个概念涵盖的范围，避免扩大化；此外应将关注点放在空间表征的本质、特征和发生过程的神经动态机制等方面。

5.4 结语

认知地图思想的哲学起源是康德关于空间表征本性的观点，康德认为空间表征是先于经验而存在的，因此具有先天性。在康德的空间表征先天性理论和 Tolman（1948）认知地图思想基础上，O' Keefe 和 Nadel（1978）明确指出空间本性是绝对的，因此认知地图是欧式地图，其生理基础是海马中表征绝对位置的细胞（以及后续在内嗅皮层中发现的、为位置表征提供标度的网格细胞），同时反对相对（或关系）空间理论。然而，海马的功能并不局限在物理空间内，而是参与广泛的记忆空间表征，因此后续 Eichenbaum 等人（1999）提出记忆空间理论，认知地图表征相对连接关系的拓扑图理论随后出现。

欧式地图和拓扑图这两种认知地图的可能存在形式都有其合理性和局限之处，神经机制层面二者都在一定程度上得到了验证，并且分别对认知地图的某些基本属性十分必要，因此近期研究者们试图将二者组合或统一起来，以更完整地描述认知地图。这些理论虽然兼顾欧式地图和拓扑图的特征，但是却忽视了空间层级性在认知地图构建中的角色和影响。

嵌套空间表征的层级性在行为现象上多有发现，并且早期也有研究者提出层级性理论，但对于这类空间如何在大脑中表征的研究却十分稀少（Kim & Maguire, 2018），在理论和实证研究上欧式地图和拓扑图都未与认知地图的层级性相联系。二者都有可能在嵌套的空间中被构建，因此这可能并不是因为欧式地图和拓扑图都不具备层级性表征，而是因为以往研究者所采用的研究范式更多地关注认知地图构建完毕后的特征，而没有考察构建的动态过程。在通过学习构建认知地图的过程中，层级性可能会逐步下降，未来研究需要进一步探索和检验这个推测。

此外，认知地图的研究动态也提示，未来还需要关注空间维度和范围的扩展，比较社会空间、语义空间与传统研究的物理空间中认知地图的差别和共性。多种行为、建模和神经现象揭示认知地图具有选择性、扭曲性和灵活性等基本属性，未来需要在这些属性的基础上进一步完善理论建构，反思认知地图假说可能存在的局限性。

参 考 文 献

何诗，阴劼. (2022). 认知地图的地理学研究进展与展望. *地理科学进展. 41*(1), 73–85.

康德. 邓晓芒译. 杨祖陶校. (2004). *纯粹理性批判[M]*. 北京：人民出版社.

梁群君，郑森宁，李金惠，黄瑞旺. (2022). 压后皮层在空间导航的作用：认知地图与环境的映射. *心理科学, 45*(1), 2–8.

阮晓钢，柴洁，武悦，张晓平，黄静. (2021). 基于海马体位置细胞的认知地图构建与导航. *自动化学报, 47*(3), 666–677.

王琳，王亮. (2017). 认知地图的神经环路基础. *生物化学与生物物理进展. 44*(3), 187–197.

赵民涛. (2006). 物体位置与空间关系的心理表征. *心理科学进展, 14*(3), 321–327.

Alme, C. B., Miao, C., Jezek, K., Treves, A., Moser, E. I., & Moser, M. B. (2014). Place cells in the hippocampus: Eleven maps for eleven rooms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 111*(52), 18428–18435.

Anggraini, D., Glasauer, S., & Wunderlich, K. (2018). Neural signatures of reinforcement learning correlate with strategy adoption during spatial navigation. *Scientific Reports, 8*(1), 10110.

Appleyard, D. (1970). Styles and methods of structuring a city. *Environment and Behavior, 2*(1), 100–117.

Baldassano, C., Chen, J., Zadbood, A., Pillow, J. W., Hasson, U., & Norman, K. A. (2017). Discovering event structure in continuous narrative perception and memory. *Neuron, 95*(3), 709–721.

Bellmund, J. L., Deuker, L., Navarro Schröder, T., & Doeller, C. F. (2016). Grid-cell representations in mental simulation. *Elife, 5*, e17089. https://doi.org/10.7554/eLife.17089.001

Bellmund, J. L., De Cothi, W., Ruiter, T. A., Nau, M., Barry, C., & Doeller, C. F. (2020). Deforming the metric of cognitive maps distorts memory. *Nature Human Behaviour, 4*(2), 177–188.

Borges, A.B. (1971). *Casares (eds.): Extraordinary tales*. New York: Herder and Herder.

Brunec, I. K., Bellana, B., Ozubko, J. D., Man, V., Robin, J., Liu, Z. X., Grady, C., Rosenbaum, R. S., Winocur, G., Barense, M. D., & Moscovitch, M. (2018). Multiple scales of representation along the hippocampal anteroposterior axis in humans. *Current Biology, 28*(13), 2129–2135.

Brunec, I. K., & Momennejad, I. (2022). Predictive representations in hippocampal and prefrontal hierarchies. *Journal of Neuroscience, 42*(2), 299–312.

Burroughs, W. J., & Sadalla, E. K. (1979). Asymmetries in distance cognition. *Geographical Analysis, 11*(4), 414–421.

Beals, R., Krantz, D. H., & Tversky, A. (1968). Foundations of multidimensional scaling. *Psychological Review, 75*(2), 127.

Brown, T. I., Ross, R. S., Tobyne, S. M., & Stern, C. E. (2012). Cooperative interactions between hippocampal and striatal systems support flexible navigation. *Neuroimage, 60*(2), 1316–1330.

Brown, T. I., Gagnon, S. A., & Wagner, A. D. (2020). Stress disrupts human hippocampal-prefrontal function during prospective spatial navigation and hinders flexible behavior. *Current Biology, 30*(10), 1821–1833.

Byrne, R. W. (1979). Memory for urban geography. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology, 31*(1), 147–154.

Carpenter, F., Manson, D., Jeffery, K., Burgess, N., & Barry, C. (2015). Grid cells form a global representation of connected environments. *Current Biology, 25*(9), 1176–1182.

Chen, X., He, Q., Kelly, J. W., Fiete, I. R., & McNamara, T. P. (2015). Bias in human path integration is predicted by properties of grid cells. *Current Biology, 25*(13), 1771–1776.

Costa, K. M., Scholz, R., Lloyd, K., Moreno-Castilla, P., Gardner, M. P., Dayan, P., & Schoenbaum, G. (2023). The role of the lateral orbitofrontal cortex in creating cognitive maps. *Nature Neuroscience*, *26*(1), 107–115.

Coutrot, A., Manley, E., Goodroe, S., Gahnstrom, C., Filomena, G., Yesiltepe, D., Dalton, R. C., Wiener, J. M., Hölscher, C., Hornberger, M., & Spiers, H. J. (2022). Entropy of city street networks linked to future spatial navigation ability. *Nature, 604*(7904), 104–110.

Dabaghian, Y., Brandt, V. L., & Frank, L. M. (2014). Reconceiving the hippocampal map as a topological template. *Elife, 3,* e03476. https://doi.org/10.7554/eLife.03476.001

Dahmani, L., & Bohbot, V. D. (2020). Habitual use of GPS negatively impacts spatial memory during self-guided navigation. *Scientific Report. 10*(1), 6310.

De Cothi, W., Nyberg, N., Griesbauer, E. M., Ghanamé, C., Zisch, F., Lefort, J. M., Fletcher, L., Newton, C., Renaudineau, S., Bendor, D., Grieves, R., Duvelle, É., Barry, C., & Spiers, H. J. (2022). Predictive maps in rats and humans for spatial navigation. *Current Biology, 32*(17), 3676–3689.

Dilks, D. D., Kamps, F. S., & Persichetti, A. S. (2022). Three cortical scene systems and their development. *Trends in Cognitive Sciences, 26*(2), 117–127.

Doeller, C. F., Barry, C., & Burgess, N. (2010). Evidence for grid cells in a human memory network. *Nature, 463*(7281), 657–661.

Eichenbaum, H. (1997). Declarative memory: Insights from cognitive neurobiology. *Annual Review of Psychology, 48*(1), 547–572.

Eichenbaum, H., Dudchenko, P., Wood, E., Shapiro, M., & Tanila, H. (1999). The hippocampus, memory, and place cells: Is it spatial memory or a memory space? *Neuron, 23*(2), 209–226.

Epsztein, J. (2022). Mental replays enable flexible navigation. *Nature, 605*, 35–36.

Epstein, R. A., Parker, W. E., & Feiler, A. M. (2007). Where am I now? Distinct roles for parahippocampal and retrosplenial cortices in place recognition. *Journal of Neuroscience, 27*(23), 6141–6149.

Epstein, R. A., Patai, E. Z., Julian, J. B., & Spiers, H. J. (2017). The cognitive map in humans: Spatial navigation and beyond. *Nature Neuroscience, 20*(11), 1504–1513.

Evensmoen, H. R., Lehn, H., Xu, J., Witter, M. P., Nadel, L., & Håberg, A. K. (2013). The anterior hippocampus supports a coarse, global environmental representation and the posterior hippocampus supports fine-grained, local environmental representations. *Journal of Cognitive Neuroscience, 25*(11), 1908–1925.

Farzanfar, D., Spiers, H. J., Moscovitch, M., & Rosenbaum, R. S. (2023). From cognitive maps to spatial schemas. *Nature Reviews Neuroscience, 24*(2), 63–79.

Gahnstrom, C. J., & Spiers, H. J. (2020). Striatal and hippocampal contributions to flexible navigation in rats and humans. *Brain and Neuroscience Advances, 4*, 1–7.

Gallistel, C. R. (1990). *The organization of learning*. Cambridge: The MIT Press.

Garvert, M. M., Saanum, T., Schulz, E., Schuck, N. W., & Doeller, C. F. (2023). Hippocampal spatio-predictive cognitive maps adaptively guide reward generalization. *Nature Neuroscience, 26*, 615–626.

Gatti, D., Marelli, M., Vecchi, T., & Rinaldi, L. (2022). Spatial representations without spatial computations. *Psychological Science, 33*(11), 1947–1958.

Genzel, D., Yovel, Y., & Yartsev, M. M. (2018). Neuroethology of bat navigation. *Current Biology, 28*(17), R997–R1004.

Goldshtein, A., Harten, L., & Yovel, Y. (2022). Mother bats facilitate pup navigation learning. *Current Biology, 32*(2), 350–360.

Golledge, R. G., Ruggles, A. J., Pellegrino, J. W., & Gale, N. D. (1993). Integrating route knowledge in an unfamiliar neighborhood: Along and across route experiments. *Journal of Environmental Psychology, 13*(4), 293–307.

Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2005). Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature, 436*(7052), 801–806.

Harten, L., Katz, A., Goldshtein, A., Handel, M., & Yovel, Y. (2020). The ontogeny of a mammalian cognitive map in the real world. *Science, 369*(6500), 194–197.

Hartley, S. (2017). *Mrs P's journey: the remarkable story of the woman who created the AZ map.* New York: Simon and Schuster.

Henriksson, L., Mur, M., & Kriegeskorte, N. (2019). Rapid invariant encoding of scene layout in human OPA. *Neuron, 103*(1), 161–171.

Hirtle, S. C., & Jonides, J. (1985). Evidence of hierarchies in cognitive maps. *Memory & Cognition, 13*(3), 208–217.

Ho, M. K., Abel, D., Correa, C. G., Littman, M. L., Cohen, J. D., & Griffiths, T. L. (2022). People construct simplified mental representations to plan. *Nature, 606*(7912), 129–136.

Howard, L. R., Javadi, A. H., Yu, Y., Mill, R. D., Morrison, L. C., Knight, R., Loftus, M. M., Staskute, L., & Spiers, H. J. (2014). The hippocampus and entorhinal cortex encode the path and Euclidean distances to goals during navigation. *Current Biology, 24*(12), 1331–1340.

Jacobs, L. F., & Schenk, F. (2003). Unpacking the cognitive map: The parallel map theory of hippocampal function. *Psychological Review, 110*(2), 285.

Jacobs, J., Weidemann, C. T., Miller, J. F., Solway, A., Burke, J. F., Wei, X. X., Suthana, N., Sperling, M. R., Sharan, A. D., Fried, I., & Kahana, M. J. (2013). Direct recordings of grid-like neuronal activity in human spatial navigation. *Nature Neuroscience, 16*(9), 1188–1190.

Javadi, A. H., Emo, B., Howard, L. R., Zisch, F. E., Yu, Y., Knight, R., Silva, J. P., & Spiers, H. J. (2017). Hippocampal and prefrontal processing of network topology to simulate the future. *Nature Communications, 8*(1), 14652.

Javadi, A. H., Patai, E. Z., Marin-Garcia, E., Margolis, A., Tan, H. R. M., Kumaran, D., Nardini, M., Penny, W., Duzel, E., Dayan, P., & Spiers, H. J. (2019). Prefrontal dynamics associated with efficient detours and shortcuts: A combined functional magnetic resonance imaging and magnetoencenphalography study. *Journal of Cognitive Neuroscience, 31*(8), 1227–1247.

Julian, J. B., Ryan, J., Hamilton, R. H., & Epstein, R. A. (2016). The occipital place area is causally involved in representing environmental boundaries during navigation. *Current Biology, 26*(8), 1104–1109.

Kabadayi, C., Bobrowicz, K., & Osvath, M. (2018). The detour paradigm in animal cognition. *Animal cognition, 21*, 21–35.

Kerkman, D. D., Stea, D., Norris, K., & Rice, J. L. (2004). Social attitudes predict biases in geographic knowledge. *The Professional Geographer, 56*(2), 258–269.

Kaefer, K., Nardin, M., Blahna, K., & Csicsvari, J. (2020). Replay of behavioral sequences in the medial prefrontal cortex during rule switching. *Neuron, 106*(1), 154–165.

Kim, M., & Doeller, C. F. (2022). Adaptive cognitive maps for curved surfaces in the 3D world. *Cognition, 225*,

105126. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2022.105126

Kim, M., & Maguire, E. A. (2018). Hippocampus, retrosplenial and parahippocampal cortices encode multicompartment 3D space in a hierarchical manner. *Cerebral Cortex, 28*(5), 1898–1909.

Lacroix, L., White, I., & Feldon, J. (2002). Effect of excitotoxic lesions of rat medial prefrontal cortex on spatial memory. *Behavioural Brain Research, 133*(1), 69–81.

Lever, C., Burton, S., Jeewajee, A., O'Keefe, J., & Burgess, N. (2009). Boundary vector cells in the subiculum of the hippocampal formation. *Journal of Neuroscience, 29*(31), 9771–9777.

Liang, Q., Li, J., Zheng, S., Liao, J., & Huang, R. (2022). Dynamic causal modelling of hierarchical planning. *NeuroImage, 258,* 119384. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2022.119384

Longo, M. R. (2021). Distortion of mental body representations. *Trends in Cognitive Sciences*. *26*(3), 241–254.

Mahmoodi, A., Nili, H., Harbison, C., Hamilton, S., Trudel, N., Bang, D., & Rushworth, M. F. (2023). Causal role of a neural system for separating and selecting multidimensional social cognitive information. *Neuron. 111*(7), 1152–1164.

Mallot, H. A., & Basten, K. (2009). Embodied spatial cognition: Biological and artificial systems. *Image and Vision Computing, 27*(11), 1658–1670.

Marchette, S. A., Vass, L. K., Ryan, J., & Epstein, R. A. (2015). Outside looking in: landmark generalization in the human navigational system. *Journal of Neuroscience, 35*(44), 14896–14908.

McNamara, T. P. (1986). Mental representations of spatial relations. *Cognitive Psychology, 18*(1), 87–121.

Meilinger, T. (2008). The network of reference frames theory: A synthesis of graphs and cognitive maps. In Spatial Cognition VI. Learning, Reasoning, and Talking about Space: International Conference Spatial Cognition, September 15-19, 2008. *Proceedings 6* (pp. 344–360). Springer Berlin Heidelberg.

Meilinger, T., Strickrodt, M., & Bülthoff, H. H. (2016). Qualitative differences in memory for vista and environmental spaces are caused by opaque borders, not movement or successive presentation. *Cognition, 155*, 77–95.

Moar, I., & Carleton, L. R. (1982). Memory for routes. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A, 34*(3), 381–394.

Morgan, L. K., MacEvoy, S. P., Aguirre, G. K., & Epstein, R. A. (2011). Distances between real-world locations are represented in the human hippocampus. *Journal of Neuroscience, 31*(4), 1238–1245.

Moser, E. I., Kropff, E., & Moser, M. B. (2008). Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system. *Annual Review of Neuroscience, 31*, 69–89.

Muhle-Karbe, P. S., Sheahan, H., Pezzulo, G., Spiers, H. J., Chien, S., Schuck, N. W., & Summerfield, C. (2023). Goal-seeking compresses neural codes for space in the human hippocampus and orbitofrontal cortex. *bioRxiv*, 2023-01. https://doi.org/10.1101/2023.01.12.523762

Nardin, M., Kaefer, K., & Csicsvari, J. (2021). The generalized spatial representation in the prefrontal cortex is inherited from the hippocampus. *bioRxiv*, 2021-09. https://doi.org/10.1101/2021.09.30.462269

O' Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford: Clarendon Press.

O' Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map: Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain research. 34*(1), 171–175.

Park, J., & Park, S. (2020). Coding of navigational distance and functional constraint of boundaries in the human scene-selective cortex. *Journal of Neuroscience, 40*(18), 3621–3630.

Park, S. A., Miller, D. S., & Boorman, E. D. (2021). Inferences on a multidimensional social hierarchy use a grid-like code. *Nature Neuroscience, 24*(9), 1292–1301.

Park, S. A., Miller, D. S., Nili, H., Ranganath, C., & Boorman, E. D. (2020). Map making: Constructing, combining, and inferring on abstract cognitive maps. *Neuron, 107*(6), 1226–1238.

Patai, E. Z., & Spiers, H. J. (2021). The versatile wayfinder: Prefrontal contributions to spatial navigation. *Trends in Cognitive Sciences, 25*(6), 520–533.

Peer, M., Brunec, I. K., Newcombe, N. S., & Epstein, R. A. (2021). Structuring knowledge with cognitive maps and cognitive graphs. *Trends in Cognitive Sciences, 25*(1), 37–54.

Presotto, A., Verderane, M. P., Biondi, L., Mendonça-Furtado, O. D., Spagnoletti, N., Madden, M., & Izar, P. (2018). Intersection as key locations for bearded capuchin monkeys (Sapajus libidinosus) traveling within a route network. *Animal Cognition, 21*, 393–405.

Robertson, C. E., Hermann, K. L., Mynick, A., Kravitz, D. J., & Kanwisher, N. (2016). Neural representations integrate the current field of view with the remembered 360 panorama in scene-selective cortex. *Current Biology, 26*(18), 2463–2468.

Sauer, J. F., Folschweiller, S., & Bartos, M. (2022). Topographically organized representation of space and context in the medial prefrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 119*(6), e2117300119. https://doi.org/10.1073/pnas.2117300119

Schafer, M., & Schiller, D. (2018). Navigating social space. *Neuron, 100*(2), 476–489.

Schinazi, V. R., & Epstein, R. A. (2010). Neural correlates of real-world route learning. *Neuroimage, 53*(2), 725–735.

Schlesiger, M. I., Boublil, B. L., Hales, J. B., Leutgeb, J. K., & Leutgeb, S. (2018). Hippocampal global remapping can occur without input from the medial entorhinal cortex. *Cell Reports, 22*(12), 3152–3159.

Schuck, N. W., Cai, M. B., Wilson, R. C., & Niv, Y. (2016). Human orbitofrontal cortex represents a cognitive map of state space. *Neuron, 91*(6), 1402–1412.

Shallice, T., & Burgess, P.W. (1991) Deficits in strategy application following frontal lobe damage in man. *Brain, 114*, 727–741.

Sloan, H. L., Good, M., & Dunnett, S. B. (2006). Double dissociation between hippocampal and prefrontal lesions on an operant delayed matching task and a water maze reference memory task. *Behavioural Brain Research, 171*(1), 116–126.

Son, J. Y., Bhandari, A., & FeldmanHall, O. (2021). Cognitive maps of social features enable flexible inference in social networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 118*(39), e2021699118. https://doi.org/10.1073/pnas.2021699118

Sung, J. Y., Harris, O. K., Hensley, N. M., Chemero, A. P., & Morehouse, N. I. (2021). Beyond cognitive templates: Re-examining template metaphors used for animal recognition and navigation. *Integrative and Comparative Biology, 61*(3), 825–841.

Stachenfeld, K. L., Botvinick, M. M., & Gershman, S. J. (2017). The hippocampus as a predictive map. *Nature Neuroscience, 20*(11), 1643–1653.

Stensola, H., Stensola, T., Solstad, T., Frøland, K., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2012). The entorhinal grid map is discretized. *Nature, 492*(7427), 72–78.

Stevens, A., & Coupe, P. (1978). Distortions in judged spatial relations. *Cognitive Psychology, 10*(4), 422–437.

Taube, J. S., Muller, R. U., & Ranck, J. B. (1990). Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis. *Journal of Neuroscience, 10*(2), 420–435.

Thorndyke, P. W. (1981). Distance estimation from cognitive maps. *Cognitive Psychology, 13*(4), 526–550.

Tversky, B. (1981). Distortions in memory for maps. *Cognitive Psychology, 13*(3), 407–433.

Tversky, B. (2005). Cognitive maps, cognitive collages, and spatial mental models. In Spatial Information Theory A Theoretical Basis for GIS: European Conference, COSIT'93 Marciana Marina, Elba Island, Italy September 19–22, 1993 *Proceedings* (pp. 14–24). Springer Berlin Heidelberg.

Warren, W. H., Rothman, D. B., Schnapp, B. H., & Ericson, J. D. (2017). Wormholes in virtual space: From cognitive maps to cognitive graphs. *Cognition, 166*, 152–163.

Warren, W. H. (2019). Non-euclidean navigation. *Journal of Experimental Biology, 222*(Suppl_1), jeb187971.

https://doi.org/10.1242/jeb.187971

Wang, R. F., & Brockmole, J. R. (2003). Human navigation in nested environments. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 29*(3), 398–404.

Wernle, T., Waaga, T., Mørreaunet, M., Treves, A., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2018). Integration of grid maps in merged environments. *Nature Neuroscience, 21*(1), 92–101.

Whittington, J. C., Muller, T. H., Mark, S., Chen, G., Barry, C., Burgess, N., & Behrens, T. E. (2020). The Tolman - Eichenbaum machine: Unifying space and relational memory through generalization in the hippocampal formation. *Cell, 183*(5), 1249–1263.

Widdowson, C., & Wang, R. F. (2022). Human navigation in curved spaces. *Cognition, 218*, 104923. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2021.104923

Widloski, J., & Foster, D. J. (2022). Flexible rerouting of hippocampal replay sequences around changing barriers in the absence of global place field remapping. *Neuron, 110*(9), 1547–1558.

Wu, X., & Foster, D.J. (2014). Hippocampal replay captures the unique topological structure of a novel environment. *Journal of Neuroscience, 34*(19), 6459–6469

Yousif, S. R. (2022). Redundancy and reducibility in the formats of spatial representations. *Perspectives on Psychological Science, 17*(6), 1778–1793.

Zhao, M. (2018). Human spatial representation: What we cannot learn from the studies of rodent navigation. *Journal of Neurophysiology, 120*(5), 2453–2465.

Zhang, B., & Naya, Y. (2020). Medial prefrontal cortex represents the object-based cognitive map when remembering an egocentric target location. *Cerebral Cortex, 30*(10), 5356–5371.

Zhang, L., Chen, P., Schafer, M., Zheng, S., Chen, L., Wang, S., Liang, Q., Qi, Q., Zhang, Y., & Huang, R. (2022). A specific brain network for a social map in the human brain. *Scientific Reports, 12*(1), 1773. https://doi.org/10.1038/s41598-022-05601-4

Zong, W., Zhou, J., Gardner, M. P., Costa, K. M., Zhang, Z., & Schoenbaum, G. (2023). Schema cell formation in orbitofrontal cortex is suppressed by hippocampal output. *bioRxiv,* 2023-05. https://doi.org/10.1101/2023.05.03.539307

The cognitive map and its intrinsic mechanisms*

WU Wenya[1,2], WANG Liang[1,2] **

([1] CAS Key Laboratory of Mental Health, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

[2] Department of Psychology, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Spatial navigation is vital for the survival and reproduction of humans and other animals living in complex environments. Effective spatial representation, also known as the cognitive map, is the basis of efficient spatial navigation. Prototypical properties of the cognitive map include selectivity, flexibility and hierarchy. Several brain regions such as the hippocampus, the scene-selective areas and the prefrontal cortex are involved in the construction of the cognitive map. There are two theoretical contradictions in the representational format of the cognitive map, namely Euclidean map and topological graph, neither of which can fully account for the navigational behavior. Therefore, some researchers had put forward theories to reconcile this controversy such as the labeled map hypothesis, the reference frame network theory, etc. Future researchers are suggested to focus on the dynamic changes of the hierarchical organization during the process of constructing the cognitive map, the expansion of spatial dimensions and categories, and the limitations of the cognitive map.

Keywords: cognitive map, Euclidean map, topological graph, hierarchy, spatial representation

Received: 2023.4.19

* This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (32020103009), STI2030-Major Projects (2022ZD0205000), the Scientific Foundation of the Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences (E2CX4215CX).

**Corresponding author: WANG Liang, E-mail: lwang@psych.ac.cn